Modelli Matematici per la Biologia – Esercitazione 2 a.a. 2006-2007

Dott. Simone Zuccher

20 Aprile 2007

Nota. Queste pagine potrebbero contenere degli errori: chi li trova è pregato di segnalarli all'autore (zuccher@sci.univr.it).

1 Simulazione al calcolatore del modello logistico discreto $x_{k+1} = Ax_k(1 - x_k)$

Il modello logistico discreto descrive la legge di crescita di una popolazione "riscalata" x_k al tempo k-esimo secondo la mappa

$$x_{k+1} = Ax_k(1 - x_k). \tag{1}$$

Si noti che, essendo la popolazione normalizzata, affinché il tutto abbia senso, deve essere $0 \leq x_k \leq 1 \; \forall k \geq 0$.

1.1 Esercizio

Determinare i valori di $A \in \mathbb{R}$ affinché la (1) abbia un effettivo significato biologico.

1.1.1 Risoluzione

Siccome popolazioni negative non esistono (ovvero non esistono popolazioni in cui il numero dei morti supera quello dei vivi essendo esse estinte al momento in cui $x_k = 0$), deve essere $A > 0$. Siccome la legge di crescita è $x_{k+1} = f(x_k)$ con $f(x) = Ax(1 - x)$ parabola con vertice in $V(1/2; A/4)$, il massimo valore che può assumere x_{k+1} è $A/4$, da cui la limitazione $A/4 \leq 1 \Rightarrow A \leq 4$. Pertanto, $0 < A \leq 4$.

In alternativa, si può verificare facilmente che per $A > 4$ prima o poi si raggiungono valori negativi di x_k indipendentemente da dove si parte con x_0.

1.2 Esercizio

Determinare i punti di equilibrio di (1) e discuterne la stabilità.

1.2.1 Risoluzione

Si tratta di determinare i punti uniti della successione definita per ricorrenza $x_{k+1} = f(x_k)$ con $f(x) = Ax(1-x)$ e $0 \leq x_0 \leq 1$. Risolvendo $x = f(x)$ si ottengono le soluzioni $x = 0 \ \vee \ x = (1 - 1/A) \ \vee \ x = +\infty$. Chiaramente, $x = +\infty$ non è accettabile. Inoltre, la soluzione $x = 1 - 1/A$ è accettabile, ovvero positiva, solo per $1 - 1/A > 0 \Rightarrow A > 1$. Pertanto, per $0 \leq A \leq 1$ si ha una sola soluzione di equilibrio ($x = 0$) mentre per $1 < A \leq 4$ si hanno 2 punti di equilibrio ($x = 0 \ \vee \ x = 1 - 1/A$). In figura 1 sono riportate le curve $f(x) = Ax(1-x)$ per alcuni valori significativi del parametro A. Si noti la presenza di una o due soluzioni dipendentemente da A.

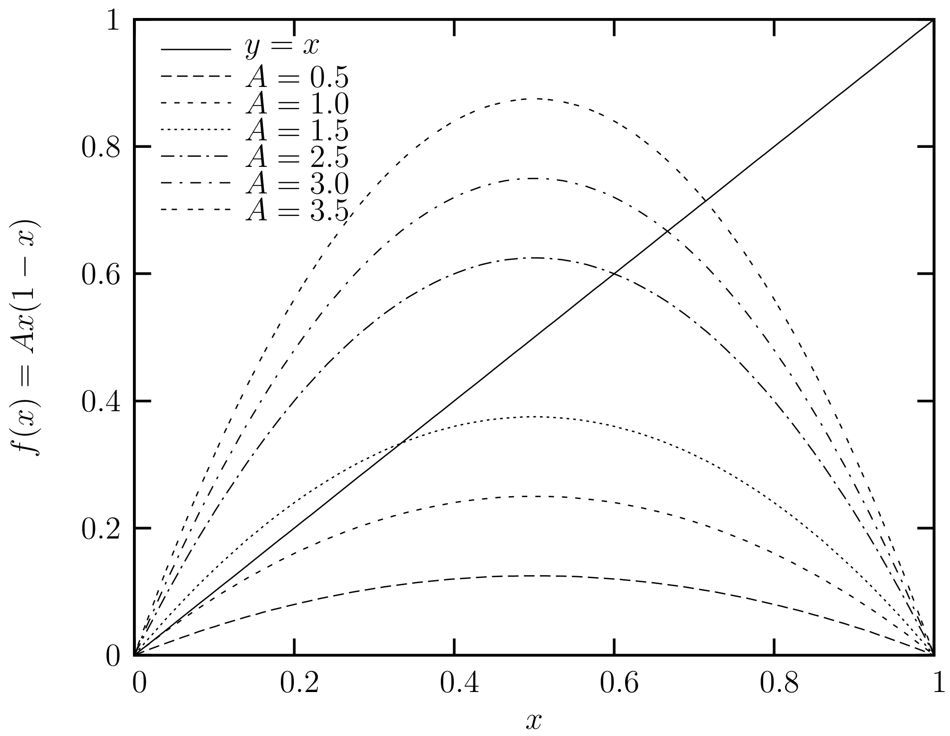

Figura 1: Grafico di $f(x) = Ax(1-x)$ per diversi valori di A.

Per quanto riguarda la stabilità dei punti di equilibrio, si osservi che $f'(x) = A - 2Ax$. Pertanto $f'(0) = A$, quindi si ha stabilità della soluzione $x = 0$ solo per $0 < A < 1$. Si noti che in tal caso $x = 0$ è l'*unica* soluzione possibile. Pertanto, se $0 < A < 1$ la popolazione è condannata all'estinzione. Nel caso $1 < A \leq 4$, invece, le soluzioni sono 2 e $x = 0$ è instabile. Questo è un fatto positivo in quanto implica che la popolazione non è destinata all'estinzione. Per quanto riguarda la stabilità dell'altro punto di equilibrio $x = 1 - 1/A$ (che esiste solo se $1 < A \leq 4$), si ha $f'(1 - 1/A) = 2 - A$, per cui la condizione di stabilità si traduce in $|2 - A| < 1 \Rightarrow 1 < A < 3$. Pertanto, la soluzione $x = 1 - 1/A$ è stabile per $1 < A < 3$, instabile per $3 \leq A < 4$. Le caratteristiche di stabilità dei punti uniti sono facilmente verificabili guardando la figura 1 e notando che $|f'(1 - 1/A)| < 1$ per $1 < A < 3$, mentre $|f'(1 - 1/A)| > 1$ per $3 < A \leq 4$.

Tutte le caratteristiche di (x_k) sopra menzionare sono verificabili graficamente utilizzando il file `logistic.m` per `GNU Octave` di seguito riportato. Esso richiede come input A (costante positiva), N (numero di iterazioni – quindi nel caso $k \to +\infty$ si deve scegliere N opportunamente elevato) e il valore iniziale x_0 (chiamato `s(1)` in `logistic.m`). Si noti che introducendo $A < 0$ ne viene preso il valore assoluto e che deve essere $0 \le x_0 \le 1$ altrimenti viene generato un numero casuale tra 0 e 1.

Si noti che `logistic.m` stampa gli ultimi 8 valori della successione (x_k) al fine di verificare eventuali periodicità.

```
% Name:     logistic.m
% Author:   Simone Zuccher
% Created:  16 Apr 2007
% Purpose:  Compute x(k+1) = A*x(k)*(1-x(k))
% Input:    A, number of total iterations and x(1)
% Output:   Plot of x(k) versus k and x(k+1) versus x(k)
% Modified:

% Clear all variables
clear

% Change format to long exponential
format long e

% Input the paramter A
A=input('Input A>0 (parameter of x(k+1)=A*x(k)*(1-x(k)) ): ');
if(A<0)
  A=abs(A);
endif

% Input the number of total iterations
m=input('Input N (number of iterations): ');

% Input the initial value. If negative, it will be a random number
s(1)=input('Input 0<=s(1)<=1 (if <0 or >1 then random): ');

% Set s(1) random if out of range
if((s(1)>1) || (s(1)<0))
  s(1)=rand(1);
endif

% Display value of s(1)
disp(s(1));

% Assign x and y needed for 2nd plot
x(1)=s(1);
y(1)=0.0;

% Loop on all points
```

```
for n=1:1:m-1
  s(n+1)     = A*s(n)*(1 - s(n));
  disp(s(n+1));
  x(2*n)     = s(n);
  y(2*n)     = s(n+1);
  x(2*n+1)   = s(n+1);
  y(2*n+1)   = s(n+1);
end

% Plots s(n) versus n
gset auto
gset key left Left reverse
plot(s,'+-g;s(n);');

% Wait for keypressed
disp('Please press a key to continue...');
pause();

% Plot f(x), x and path
t=linspace(0,1,500);
plot(t,A*t.*(1-t),'-g;A*x*(1-x);',t,t,'-b;x;',x,y,'+-');

disp('Last 8 points:');
disp(s(m-7:m)');
```

1.3 Esercizio

Si analizzi numericamente cosa succede per $A = 3 + \epsilon$ e si verifichi che per ϵ abbastanza piccolo si ottengono soluzioni periodiche.

1.3.1 Risoluzione

Si facciano alcune prove con `logistic.m` scegliendo opportunamente i parametri.

1.4 Esercizio

Studiare il comportamento di (1) per $3 < A \leq 4$.

1.4.1 Risoluzione

Come visto in precedenza, in questo intervallo di valori la soluzione $x = 1 - 1/A$ è instabile. Tuttavia, esistono soluzioni stabili per la mappa $x_{k+1} = f^2(x_k)$, dove $f^2(x) = f(f(x)) = A^2x(1-x)(Ax^2 - Ax + 1) = -A^3x^4 + 2A^3x^3 - A^3x^2 - A^2x^2 + A^2x$ è l'iterata seconda della funzione $f(x) = Ax(1-x)$ (lo studente diligente verifichi i passaggi analitici). Dire che l'iterata seconda ha punti di equilibrio stabili equivale a dire che se x_- e x_+ sono le due soluzioni, allora partendo da $x_0 = x_+$ si avrà $x_{2k} = f(x_+)\ \forall k \in \mathbb{N}$ e $x_{2k+1} = x_1 = f(x_+)\ \forall k \in \mathbb{N}$.

Si noti che la mappa $x_{k+1} = f^2(x_k)$ ha significato fintanto che $x_k \in [0,1]$ $\forall k \in \mathbb{N}$, pertanto è necessario richiedere $0 \leq f^2(x) \leq 1$. Siccome $f^2(x)$ è nulla in $x = 0$ e $x = 1$, i massimi possono essere identificati con i comuni criteri dell'analisi (studio del segno della derivata prima). In questo modo, si ottengono i due massimi in $x = \dfrac{A \pm \sqrt{A^2 - 2A}}{2A}$, dove la funzione iterata seconda $f^2(x)$ vale $\max[f^2(x)] = A/4$. Dovendo essere $0 \leq \max[f^2(x)] \leq 1$, si trova $0 < A \leq 4$, che è soddisfatta in quanto $3 < A \leq 4$.

I punti uniti di $f^2(x)$ sono $x = 0$, $x = 1 - 1/A$, $x_+ = \dfrac{A + 1 + \sqrt{A^2 - 2A - 3}}{2A}$ e $x_- = \dfrac{A + 1 - \sqrt{A^2 - 2A - 3}}{2A}$. Gli ultimi due esistono solo per $A \geq 3$ e, in tal caso, è comunque assicurato che tutti i punti uniti si trovino nell'intervallo $[0,1]$ (si verifichi per esercizio). In figura 2 sono riportate $f^2(x)$ e $f(x)$ al variare di A. Si noti che il punto

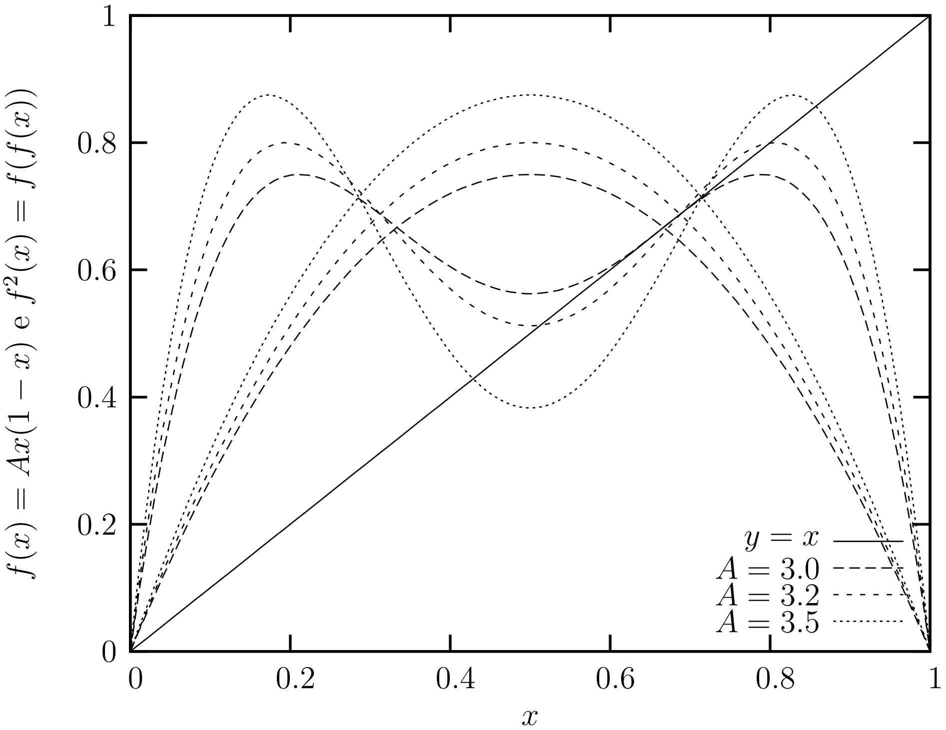

Figura 2: Grafico di $f^2(x) = -A^3x^4 + 2A^3x^3 - A^3x^2 - A^2x^2 + A^2x$ e $f(x) = Ax(1-x)$ per diversi valori di A.

unito compreso tra x_+ e x_- è il punto unito $x = 1 - 1/A$ di $f(x)$.

Ai fini della stabilità occorre conoscere la derivata prima di $f^2(x)$ che vale $d[f^2(x)]/dx = g(x) = -4A^3x^3 + 6A^3x^2 - 2A^3x - 2A^2x + A^2$. Essendo $g(0) = A^2$, il punto unito $x = 0$ è instabile per $A > 1$ (lo si sapeva già). In $x = 1 - 1/A$ si ottiene $g(1 - 1/A) = (A-2)^2$, per cui questo punto unito è stabile per $|A - 2| < 1$, ovvero $1 < A < 3$ (si ricordi che per $0 < A < 1$ questo punto unito non esiste), conclusione già nota dall'analisi precedente. Per i nuovi punti uniti, si ottiene $g(x_+) = g(x_-) = -(A^2 - 2A - 4)$, ovvero essi hanno la stessa tangente, e affinchè siano stabili deve essere $|-(A^2-2A-4)|<1 \Rightarrow 3<A<1+\sqrt{6} \approx 3.45$. Le caratteristiche di stabilità dei punti uniti sono facilmente verificabili guardando la figura 2 e notando che $|f'(x_+)=f'(x_-)|<1$ per $3<A<1+\sqrt{6}$, mentre $|f'(x_+)=f'(x_-)|>1$ per $1+\sqrt{6}<A\leq 4$.

Il comportamento per $1+\sqrt{6}<A\leq 4$, chiaramente, non può più essere descritto utilizzando l'iterata seconda, ma si deve ricorrere all'iterata terza (fintanto che essa ammette punti di equilibrio stabili), quindi all'iterata quarta e così via. Per $3.45<A<3.54$ (si ricordi che questi valori sono approssimativi), x_k oscilla tra 4 valori, mentre per A leggermente superiore a 3.54 la soluzione oscilla tra 8 valori stabili, quindi 16, 32 etc. Questo fenomeno passa sotto il nome di *period-doubling cascade*. Si osserva che questi raddoppi del periodo si susseguono sempre più velocemente e per $A\approx 3.57$ si raggiunge una condizione in cui x_k assume tutti valori diversi con l'impossibilità di riconoscere delle oscillazioni periodiche. Inoltre, piccole variazioni iniziali portano a stati finali completamente diversi (sensibilità alle condizioni iniziali). In altre parole, si è raggiunto il caos. In figura 3 è riportato l'andamento dei valori della logistic map $x_{k+1}=Ax_k(1-x_k)$ al variare del parametro A.

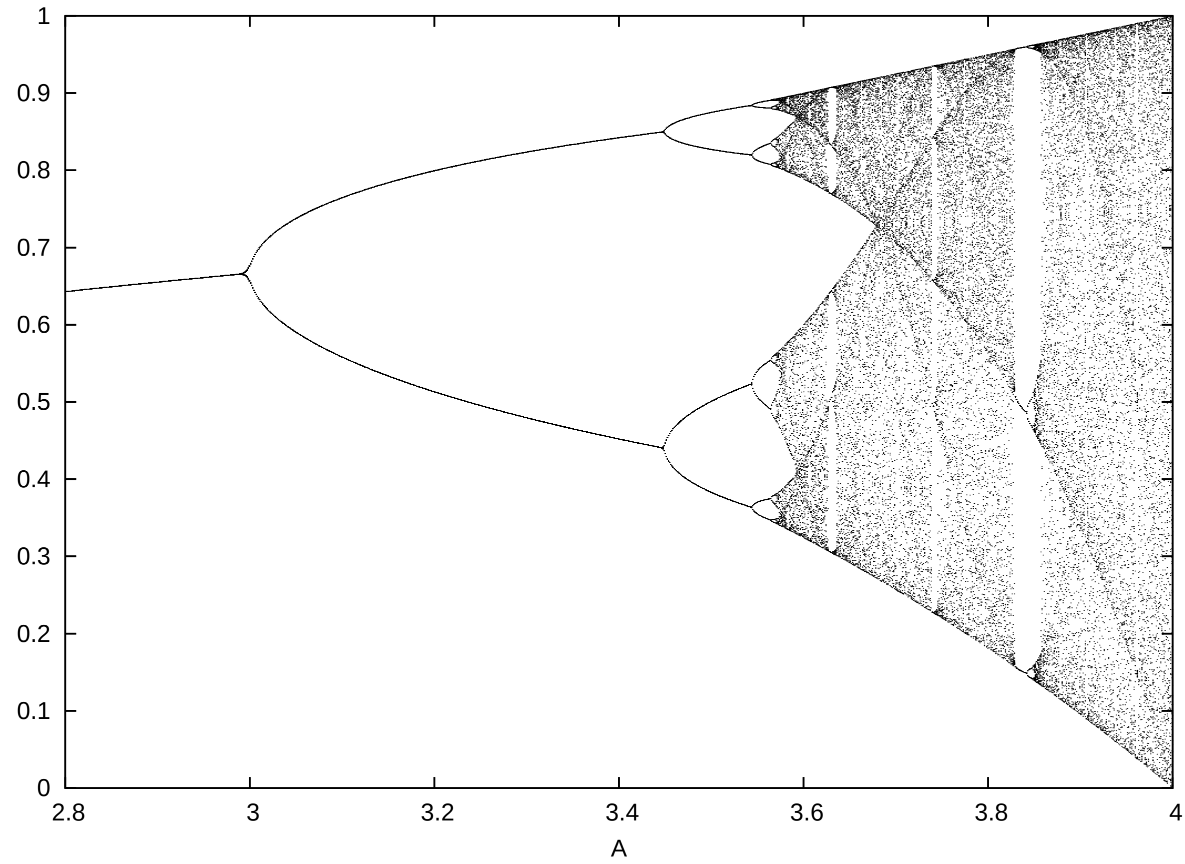

Figura 3: Diagramma delle biforcazioni della logistic map al variare del parametro A.

Si osservi (figura 3) che per molti valori di $A>3.57$ il comportamento è caotico, ma per valori isolati di A si nota un comportamento periodico. Queste sono regioni di stabilità delle soluzioni periodiche. Facendo uno zoom in $3.8<A<3.9$, vedi figura 4, si nota una di queste regioni intorno ad $A \approx 3.83$, dove dapprima ci sono 3 soluzioni stabili, quindi 6, 12, etc. In altri regioni di stabilità x_k oscilla tra 5 soluzioni.

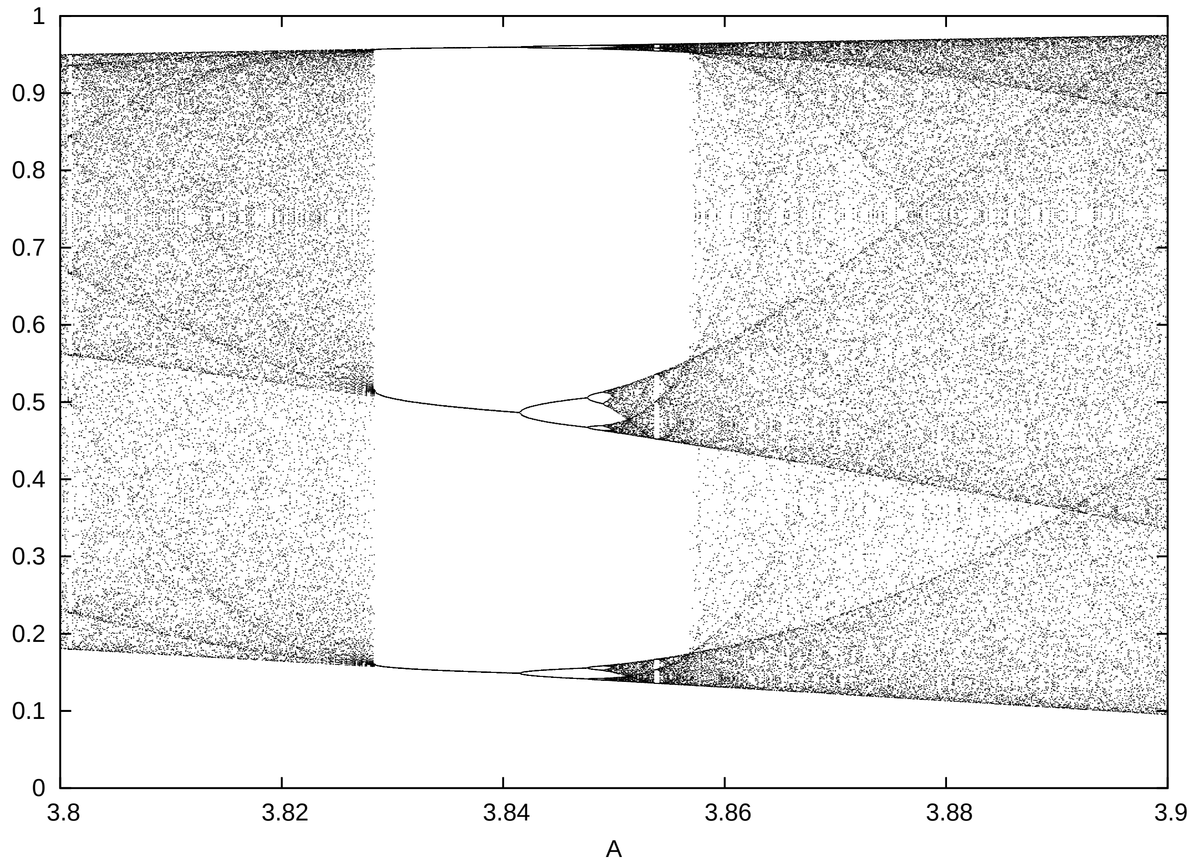

Figura 4: Zoom del diagramma delle biforcazioni della logistic map al variare del parametro A. Si noti la presenza di una regione con soluzioni periodiche per $A \approx 3.83$.

Le figure 3 e 4 sono state ottenute utilizzando il programma `logisticplot.m` per il quale è necessario anche `population.m`. I listati sono qui di seguito riportati.

```
% Name:     logisticplot.m
% Author:   Simone Zuccher
% Created:  17 Apr 2007
% Purpose:  Plot last p_max iterations of the logistic map
%           x(k+1) = A*x(k)*(1-x(k))
%           computed up to t_max  for A_min < A < A_max with x_0 = .1
% Input:    A, number of total iterations and x(1)
% Output:   Plot of bifuration diagram
% Modified:

% Clear all variables
clear

% Change format to long exponential
format long e
```

```
% Set A_min and A_max and number of A-values
A_min = 2.8;
A_max = 4.0;
n = 1000;

% Set maximum number of iterations (we need to stop sooner or later...)
t_max = 1000;

% Set how many iterations from the last are shown for each value of A
p_max = 100;

% Set the initial point (arbitrary)
x0 = 0.1;

% Create vector of A and matrix for final plot
A = linspace(A_min, A_max, n);
pop = zeros(p_max, n);

% Compute the population for each value of A
for k = 1:n
  x = population(A(k), x0, t_max);
  % Retain only the last p_max iterations
  pop(:, k) = x(t_max-p_max+1:t_max);
end

% Set no key
gset nokey;
% Set the title on x
gset xlabel 'A';
% Set the range of x
gset xrange[2.8:4]
% Generate the plot
plot(A, pop, 'b.');

% Name:     population.m
% Author:   Simone Zuccher
% Created:  17 Apr 2007
% Purpose:  Compute the logistic map
%           x(k+1) = A*x(k)*(1-x(k))
%           computed up to n  given A and  x_0
% Input:    A, , x_0 and number of total iterations n
% Output:   Array of x values
% Modified:

function x =  population(A, x0, n)
  x = zeros(n, 1);
  x(1) = x0;
```

```
for k = 1:n-1
  x(k + 1) = A * x(k) * (1 - x(k));
end
```

1.5 Esercizio

Utilizzando `logistic.m`, verificare i seguenti asserti (alcuni dei quali sono stati dimostrati precedentemente in modo analitico).

1. Per $A > 4$ e indipendentemente dal dato iniziale x_0 esiste $k \in \mathbb{N}$ tale che $x_k < 0$.
2. Per $0 < A \leq 1$ il solo punto di equilibrio è $x = 0$ e risulta stabile.
3. Per $1 < A < 3$ esistono due soluzioni di equilibrio, di cui una è $x = 0$ ed è instabile e l'altra è $x = 1 - 1/A$ ed è stabile.
4. Per $A = 3$ entrambi i punti di equilibrio sono instabili. Cosa succede partendo da $x_0 = 2/3$?
5. Si fissino x_0 ed N (possibilmente molto elevato, 5000). Si discutano i risultati ottenuti per $A \in \{3.39, 3.40, 3.41, 3.42, 3.43, 3.44, 3.45, 3.46\}$.
6. Si trovi il valore di A preciso alla quinta cifra significativa che provoca il secondo raddoppio del periodo.
7. Si fissino $x_0 = 0.1$ ed $N = 1000$ e si discutano i risultati ottenuti per $A \in \{3.6, 4.0\}$.
8. Fissati x_0 ed N, discutere i risultati per $A \approx 3.83$ e $A \approx 3.845$.

1.5.1 Risoluzione

1. Si fissi $A = 4 + \epsilon$ (per esempio $A = 4.001$) e il dato iniziale (per esempio $x_0 = 0.1$) e si facciano diverse prove al variare di N. Se A cresce, $x_k < 0$ viene raggiunto prima o dopo?
2. Fare diverse prove al variare di $A \in]0, 1[$ e $x_0 \in]0, 1[$.
3. Scegliere diversi valori di $A \in]1, 3[$ e $x_0 \in]0, 1[$, verificando che si converge sempre al numero $1 - 1/A$.
4. Facile.
5. Si dovrebbero vedere la successione oscillare prima tra 2 valori e poi tra 4.
6. Per $A = 3.4121$ si notano 4 valori diversi, per $A = 3.4120$ solo 2. Quindi $A = 3.4121$.
7. Per $A = 3.6$ si nota una regione limitata visitata dalla soluzione, per $A = 4.0$ praticamente x_k assume tutti i valori possibili.
8. Si dovrebbero ottenere rispettivamente una soluzione periodica di periodo 3 e una di periodo 6.